云 南 植 物 研 究 1995; 17 (3): 277—290
Acta Botanica Yunnanica

世界杨柳科植物的起源、分化和地理分布

丁托娅
(中国科学院昆明植物研究所, 昆明 650204)

摘要 全世界杨柳科共有 650 种。分为 3 属，即钻天柳属、杨属和柳属。花序下垂利于风媒，花序直立利于虫媒。钻天柳属具有利于风媒的雄花序和利于虫媒的雌花序，这是一种进化不完全的现象，是杨柳科中最原始的类群；杨属是杨柳科中适应风媒的分支；柳属是适应虫媒的分支。绝大多数种类分布在北半球温带，是较典型的温带科。其现代分布中心和分化中心在东亚地区。根据地史资料、化石资料以及杨柳科和其外类群的现代分布情况，我们认为，杨柳科起源于东亚区东北部，即我国东北及日本和朝鲜一带；其虫媒分支和风媒分支的形成时间不晚于早白垩纪晚期，而这两大分支形成前的先锋类群很可能在早白垩纪以前就已经出现。

关键词 杨柳科，钻天柳属，杨属，柳属，起源，地理分布

ORIGIN , DIVERGENCE AND GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF SALICACEAE

DING Tuo-Ya
(*Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204)

Abstract Salicaceae consists of 650 species in the world and is divided into 3 genera, *Chosenia* Nakai, *Populus* L. and *Salix* L. The pendulous catkin is favourable to wind pollination and the erect catkin is favourable to insect pollination. The genus *Chosenia* has staminate catkins that favourable to wind pollination and pistillate catkins that favourable to insect pollination. This kind of structure of the genus *Chosenia* is an incomplete evolution phenomenon. So, *Chosenia* is the most primitive genus of the family. *Populus* is branch of wind pollination and *Salix* is an other branch of insect pollination. Most species of the family is distributed in north hemisphere. It is a typical temperate family. The centre of its modern distribution and diversity is in east Asia. The place of origin of the family is in the northeast part of East Asia. According to the data of historical geology and fossils, and modern distributon of the family and its outer group, the date of the origin of the family's two branches (wind pollination and insect pollination) is not late in the Aptian of Early Cretaceous, and the ancestors before the origin of the two branches maybe pressent before Early Cretaceous.

Key words Salicaceae, *Chosenia*, *Populus*, *Salix*, Origin, Geographical distribution

• 国家自然科学基金资助项目 9390010
1995-03-25 收稿

一、科的分布

世界杨柳科植物共3个属650种252变种(变型)；绝大多数种类分布在北半球温带，少数种类分布到南美洲和非洲的南部(表1)。全世界只有澳大利亚和新西兰没有自然分布。柳属(*Salix* L.)分布的纬度最高，最北到北美格陵兰岛(79°N)[1]，前苏联的新地岛(74°N)[2]；最南到南纬35°S的乌拉圭，智利[3]和南非的好望角[4]一带。

杨柳科植物生态适应较广，在北半球，无论是沼泽、沙地、盐渍化土地，还是高山，低地都有分布；在中国的横断山区，柳属分布的海拔最高达到了5400 m，最低在中国的吐鲁番盆地(-72 m)。多数种类喜欢潮湿的环境。常成为温带寒带次生林的先锋树种；柳属中的许多种类是北半球高山灌丛和垫状植被的建群种。本科植物无毒，适口性好，是高山草食性动物的主要食物来源。因此，杨柳科植物是温带，及热带、亚热带高山植被和生态系统中的重要组成成分。

表1 杨柳科植物在世界各大洲分布的属,组(类)和种类统计

Table 1 Statistics of the distribution of the Salicaceae Genera, sections in the world

地区	Chosenia (特有种)	Populus						Salix				总属数	总组数	总种数	特有种数
		白杨组	大叶杨组	青杨组	黑杨组	胡杨组	合计(特有种)	多雄蕊类	双雄蕊类	单雄蕊类	合计(特有种)				
亚洲	1(1)	11	5	49	11	2	78(51)	68	337	31	436(328)	3	9	515	380
欧洲		3		5	3	1	12(3)	16	103	6	125(36)	2	8	137	39
北美洲		4		9	4		17(10)	5	91	16	112(72)	2	6	129	82
南美洲											1(1)	1	1	1	1
非洲						1		6	1		7(4)	2	3	8	4
全世界	1	15	5	60	11	2	89	49	437	74	560	3	9	650	

二、属的分布

1. 钻天柳属 Chosenia Nakai

本属是杨柳科植物中最原始的属。只有1种。由于本属具有多个与杨属和柳属完全不同的特征，如雌雄花即无腺体也无花盘，雄蕊短于苞片基部，雄花序下垂，雌花序直立等，在1920年由日本学者Nakai从柳属中分出，并得到了许多杨柳科研究者的承认。

根据笔者近来对本科植物的叶表皮结构的研究(结果另文发表)发现本属植物的叶表皮结构与杨属中胡杨组的叶表皮结构极为相似，是属于原始的类型；上下表皮均为两层细胞；而柳属和杨属中的原始类群绝大多数是上表皮一层细胞下表皮两层细胞。它的雄花下垂，利于风媒，雌花直立对虫媒有利，但却未发育吸引昆虫的腺体。笔者认为，这样一种互相不统一的生殖器官结构，实际上是一种进化不完全的表现，而不是风媒向虫媒进化的中间类型。我们知道，生物进化的过程是个不断完善的过程。很难设想，在风媒结构完善的状态下，会产生退化，如花盘消失，柱头变小等；即使产生了这种退化，由于这种结构不如原来的结构有利于种群的发展，因此也很难保留后代并继续发展下去。所以我们说，这种即不完全适于风媒也不完全适于虫媒的特殊结构是杨柳科中最原始的形态特征。正是由于这种形态的不完善，才促使杨柳科植物继续向前演化，形成了风媒和虫媒两大分支。据此推断，本属很可能是古老的杨柳科植物在东亚地区的残遗类型。也就是说，本属很可能是杨柳科植物起源后，原始类群向风媒和虫媒

两个方向演化的起点类群的残遗后代。

本属的分布范围在亚洲东部(环北方区和东亚区)朝鲜、日本、俄罗斯远东地区和东部西伯利亚地区以及我国东北部[2,5—7] (图 1)。整个分布区基本上是呈从南逐步向北退缩的趋势，最南从我国的华北地区(辽宁 41°N)的零星分布，到小兴安岭的小片分布直至在我国大兴安岭到俄罗斯的远东地区、东西伯利亚地区及日本本洲岛一带沿河流空旷地区大片分布。最北到达了俄罗斯的阿纳德尔地区(60°N)[2]，东西分布的界线大致在 E 125°—E 170°；海拔高度范围在 200—1500 m。

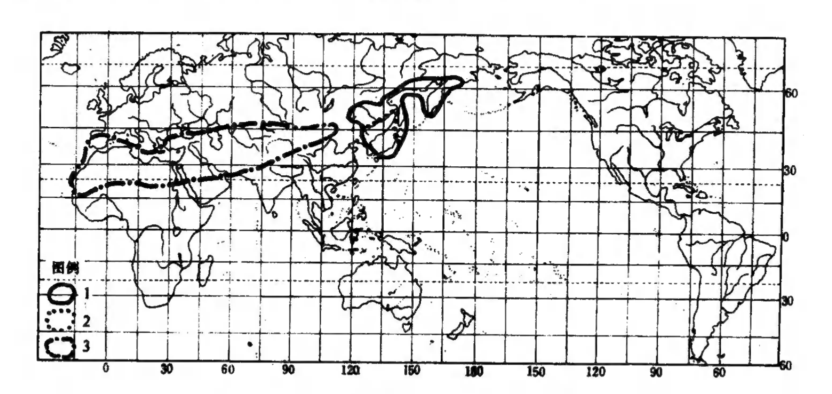


图 1 钻天柳属(1), 杨属胡杨组(3), 柳属大白柳组(2)的分布

Fig. 1 Modern distribution of the genus *Chosenia* Nakai (1), the genus *Populus* Sect. *Turanga* Bge.(3) and the genus *Salix* Sect. *Urbanianae* (Seemen) Schneid. (2)

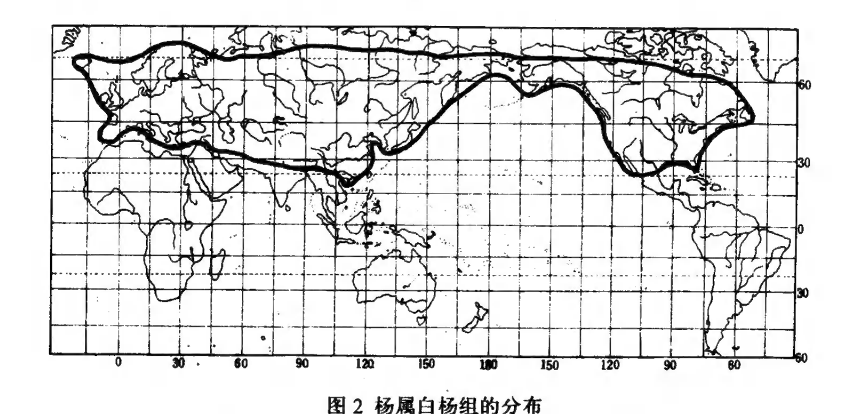


图 2 杨属白杨组的分布

Fig. 2 Modern distribution of the *Populus* Sect. *Populus*

2. 杨属 Populus L.

杨属均为乔木，是杨柳科中风媒传粉的一大分枝。在生态适应方面不如柳属宽，进化水平也不如柳属高，全属共 92 种，分为下列 5 组:

(1) 白杨组(Sect. *Populus*) 是杨属中较为原始的类群。共 15 种，分布于欧洲，亚洲，北美洲(图 2)。

在欧亚大陆上的分布范围大致在北纬 20°—65°N 之间的广大地区，最南界在我国的海南岛，最北到达了北欧的冰岛[9]，以及俄罗斯的东西伯利亚地区[2]。在北美大陆上的分布范围南起美国的佛罗里达和墨西哥的下加利福尼亚，最北到达了加拿大的育空以及西北地区[1,8]，也就是大致在北纬 25°—65°之间 4000 m 以下的广大地区，在本组 15 个种中，北美洲只有 4 种，原产 2 种, 另外 2 种是由欧洲

引种，欧亚大陆产 13 种，欧洲产 3 种[9,10]与亚洲共有 1 种，亚洲大陆拥有本组植物种类的70%[5,11—13]，产 11 种。很明显，本组植物的分布中心在亚洲。

(2) 大叶杨组 (Sect. *Leucoides* Spach) 也是一个较原始的类群。东亚特有组。共 5 种。分布于我国西藏东部、湖北、湖南、青海、四川、云南、贵州、陕西南部、甘肃南部和不丹，锡金(图 4)。

分布范围最北在我国甘肃省天水县，最南至我国云南省的宜良(24.9 ° N)。它的东西分布范围大至从我国的湖南省一直向西，经湖北、四川、贵州并沿滇西北横断山脉到达西藏，直至不丹，锡金[5,11]为本组分布的最西界；生长于海拔 400—4400 m 之间湿润山坡林中或灌丛中及沟河、溪边。本组植物生态适应范围窄，保留了较多的杨属植物的原始特征，很可能是原始杨属植物的残遗类群。

(3) 青杨组 (Sect. *Tacamahaca* Spach) 共 60 种。是杨属中种类最多的一个组，在亚洲、北美、欧洲的温带，亚热带湿润地区广泛分布(图 3)。

在北美洲的北界在加拿大的育空和西北地区，南界在墨西哥的索诺拉州(29 ° N)。在欧亚大陆，最北在俄罗斯沿 Rhatanga(哈坦加)河到北纬 72 ° N(*P. suaveoolens* Fisch.)，南界在我国云南省约 25 ° N 的宜良、昆明一带，分布的海拔高度在 4300 m 以下。在这广大的一个分布区内，本组 90%种类都集中在亚洲(49 种)[5,15,16](表 1)，而北美只有 9 种[1,8,14—16]，欧洲只有 5 种[9,10]，这说明与白杨组一样，青杨组植物的分布中心也在亚洲。

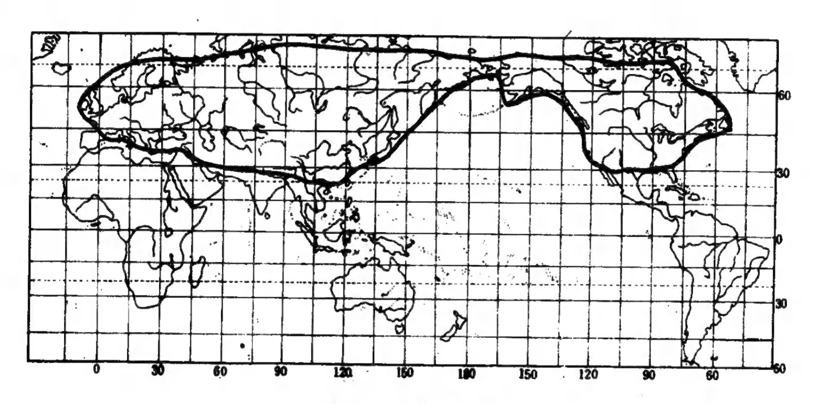


图 3 杨属青杨组的分布

Fig. 3 Modern distribution of the *Populus* Sect. *Tacamahaca* Spach

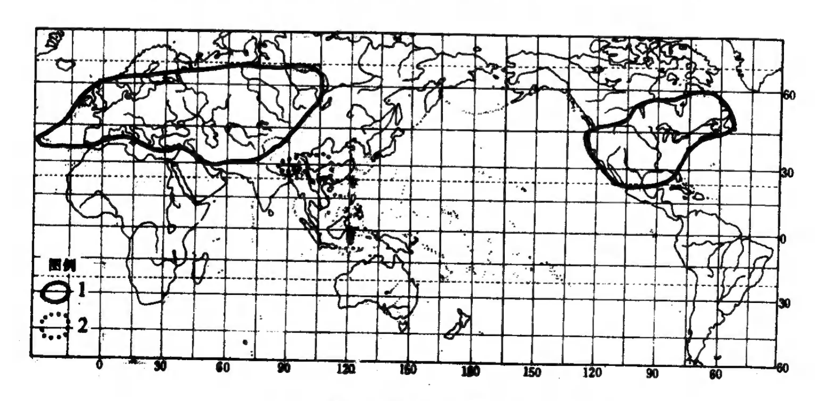


图 4 杨属大叶杨组(2), 黑杨组(1)的分布

Fig. 4 Modern distribution of the genus *Populus* Sect. *Aigeiros* Duby (1) and Sect. *Leucoides* Spach (2)

(4) 黑杨组(Sect. *Aigeiros* Duby) 是杨属中较为进化的类群。自然野生种 11 种。分布于亚洲，北

美，欧洲的温带地区(图 4)。其中，北美 4 种，欧洲 2 种且与北美与亚洲共有 1 种，亚洲 7 种，与欧洲，北美共有 2 种。本组植物由于广泛栽培，产生了很多栽培类型及人工杂交种。就其野生种的分布区来看，本组植物在欧亚大陆上分布的东北界比青杨组向西移了很多，大致在俄罗斯东西伯利亚的叶尼塞地区约东经 110°，北纬 65° 左右的地方[2]，西南界在欧洲的葡萄牙。在北美大陆，南界在美国的佛罗里达西部(*P. deltoides* Marsh.)和墨西哥的下加利福尼亚(*P. fremontii* S. Wats.)[8,14—16]；北界在加拿大中南部的 Alberta 到 Quebec 一带[1]，南北的分布范围大致是 20°—60° N。从各大洲分布的种数来看，北美洲 4 种，特有 3 种；欧洲 3 种[9,10]，1 种与北美共有，另 2 种与亚洲共有，无特有种；亚洲 8 种，特有 5 种。因此，本组植物的分布中心也在亚洲，但比原始的白杨组和大叶杨组的分布中心向西推移至亚洲的中部。值得注意的是在加拿大西部的不列颠哥伦比亚，美国的阿拉斯加直至俄罗斯的远东地区、东西伯利亚中部以东及我国的东北地区(即 110°—120° W)，这一大片地区却没有黑杨组植物的自然分布，而本组植物又是杨属中较为进化的类群。由此，可以推知，本组植物是杨属植物起源后向西扩展时发生的次生类群，并经由大西洋北极陆桥散布到了北美洲。

(5) 胡杨组(Sect. *Turanga* Bge.)　共 2 种。分布于亚洲中部，欧洲、及非洲北部的干旱地区(图 1)。是杨属植物起源后的早期向西传播过程中演化出的耐干旱的次生类群。

本组的 2 个种以胡杨(*P. euphrutica* Oliv.)分布最广，分布的西南界在非洲西北部的毛里塔尼亚境内[17]，也就是撒哈拉沙漠的西北边缘约北纬 20° 左右，分布区内海拔一般是 200—3000 m 之间。在印度河谷[18]到我国藏西分布的海拔高度达到 3410 m。北界在俄罗斯的高加索地区(44° N)[2]，最东界在我国内蒙中部四子王旗(42° 50′N，111° 15′ E)[19]。在整个分布区范围内以我国新疆，前苏联中亚，伊朗[20—23]等地同时有这 2 个种的分布。因此，亚洲中部是本组的分布中心。本组植物在分布区内主要生长于沙漠绿洲、荒漠河谷中，对于干旱、盐碱、风沙有较强的抗性，同时它又保留了杨属植物的一些原始特征，如花盘膜质、深裂或浅裂、早落等，以及与柳属中原始类群相同的柱头早落等。因此，笔者认为本组植物是杨属植物起源后早期向西扩展过程中，独立形成的耐干旱大陆性气候条件的次生类群。

综合以上对杨属 5 个组的分布情况的分析，我们可以看到这 5 个组均以亚洲为分布中心，而且最原始的类群，最多的特征都集中在亚洲。因此，杨属植物极有可能起源于亚洲，在起源后的传播方向是自东向西传播的。

3. 柳属　Salix L.

柳属是本科进化水平最高的属，约 560 种。是杨柳科中虫媒传粉的分支。它具有的特征变异最大，在生态适应方面比其它两属宽得多，因此获得了更大的生存优势，因此，在本科植物中占据了最大的分布区。由于本属植物特征变异大，研究者们的观点各自不同，分组多达 33—38 个不等。为便于讨论，本文主要根据反映本属植物进化水平的关键特征——雄蕊数目，分 3 类来讨论。

(1) 多雄蕊类　是柳属中最原始的 1 个类群。共 49 种。间断分布于亚洲、欧洲、北美、非洲，和南美洲的温带，亚热带湿润地区(图 5)。本组植物是杨柳科中分布范围最广的 1 个组，遍布于除澳洲外，世界各大洲的温带地区。最南到达了南纬 34° 左右的南美乌拉圭[3]和南非好望角[4,24]最北界大致在北纬 65° 的北美加拿大育空和西北地区[1]以及俄罗斯东西伯利亚的连-柯勒地区[2]。值得一提的是，本类植物中，间断分布于中国东北和日本的大白柳组(Sect. *Urbanianae* (Seemen) Schneid.)(图 1)[5,6]，它也具有下垂的雌花序(适于风媒)和直立的雄花序(适于虫媒) 这样一种既适于虫媒又有风媒遗迹的不统一的结构，所以，它应该是古老杨柳科植物在进化的道路上向虫媒方向演化最初阶段的类群的另一类不同于钻天柳的残遗后代；由于它具有与钻天柳属类似的最原始的这种特殊结构。日本学者 Kimura 在 1928 年提出，把这一组独立成属[25]，如果从系统发育的角度来考虑，笔者也赞同这一观点。更加引人注意的是，它的分布与钻天柳属也类似；它的分布区南界与钻天柳相同，只是北界比钻天柳偏南，只到达了俄罗斯的乌苏里地区[2]。这种现象说明，大白柳组是柳属中最原始的类群，它很可能是像钻天柳这一类

的古老杨柳科植物向虫媒方向又前进了一步时，所演化出的原始柳属植物的残遗后代。

还应该提到的是，间断分布在南美和南非的此类植物，它们的形态特征是非常相近的，而且与东亚南部分布的多雄蕊类很类似，它们都有较长的子房柄，较短的花柱，和卵状圆锥形，无毛的子房等，特别是与四子柳(*S. tetrasperma* Roxb.)的花期也相差无几，都在 8 月以后。四子柳分布的北界在我国云南的安宁县及广西天峨县一带，也就是 25° N，向南一直分布到中南半岛南端、马来西亚和菲律宾等地[26,27]，向西到达印度[21]、巴基斯坦[21]、伊朗[20]、叙利亚[22]。进入非洲大陆的埃及后，则为 *S. mucromata* Wild 所替代[28,29]并一直分布到了南非的好望角[4,24,30]，而分布于南美的这一种(*S. humboldiana* Willd.)则向北分布到了巴拿马[31]直至墨西哥的南部被 *S. lasiandra* 所替代[8]。所有这些，让人不能不联想到东亚南部的多雄蕊类与非洲及南美的同类植物有着密切的联系。多雄蕊类是柳属中最原始的类群，但分布于非洲、南美以及亚洲南部的多雄蕊类，由于它们不具备钻天柳或大白柳那样的最原始的结构，因此，它们实际上是古老柳属植物起源后，向西南方向扩展的同时演化出来的适应热带气候的次生类群。而这些原始类群向西北及东北方向扩展时则演化出另一类子房柄较短，花柱较长的多雄蕊类，一直向西到达北美时，则由 *S. caudata* (Nutt.) Heller.[1]所替代，因此，这就不难解释，为什么北美多雄蕊类中既有亚洲南部及非洲多雄蕊柳树特征的类群又有欧亚大陆北部多雄蕊柳树特征的类群，这一奇特的现象了。北美洲实际上是原始柳属植物两个方向传播的最终汇合地。

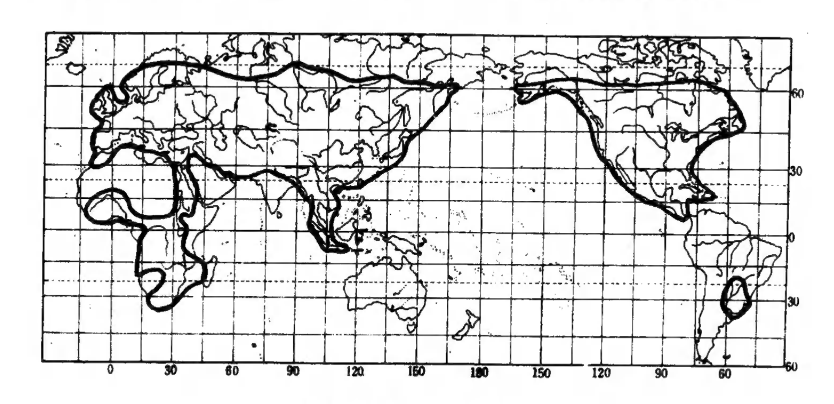


图 5 柳属多雄蕊类的分布

Fig. 5 Modern distribution of the genus *Salix* Group multi-stamens

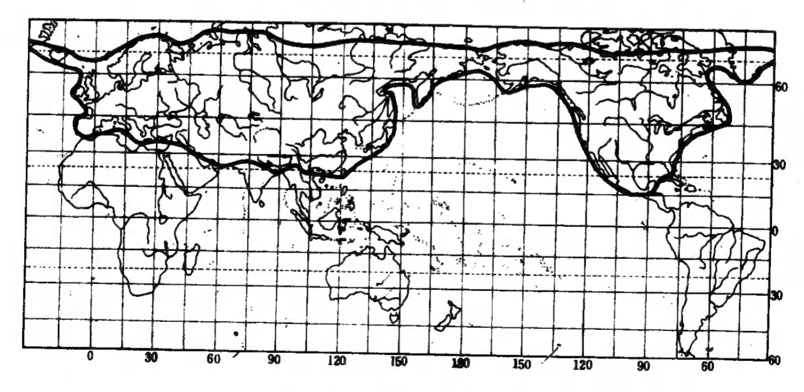


图 6 柳属双雄蕊类的分布

Fig. 6 Modern distribution of the genus *Salix* Group bi-stamens

(2) 双雄蕊类 共 437 种。广泛分布于北半球的温带和亚热带高山地区(图 6)，是柳属中的次生类

群。生态适应范围非常广泛。本类植物分布的最北界在格陵兰岛(79 ° N)[1]的地方，以及俄罗斯的新地岛(74 ° N)[2]；最南界达北美的危地马拉[8]、我国台湾省高山地区[5,32]及越南北部，也就是大致在东西两半球的北回归线附近。分布的最高海拔达到了 5400 m，也是杨柳科分布的最高点。

双雄蕊类是柳属植物雄蕊数目由多数向只有 1 个的方向演化的中间类群，由于多雄蕊类已经在演化的道路上走了相当长的一段并形成了不同的类型，而双雄蕊类又是在这些不同类型的基础上进一步演化的结果，也就是说双雄蕊类中的各个类群是不同源的。所以，双雄蕊类在柳属中变异类型最多，形成了最多的种，占柳属全部种类的 77%。在全部双雄蕊类的 437 种中，亚洲就有 337 种[2,5,11,18,20,23,33—35]，这同样也说明，双雄蕊类的分布中心在亚洲。

(3) 单雄蕊类　共 74 种。是柳属中进化水平最高的类群。间断分布于亚洲、欧洲、北美的温带和亚热带的高海拔地区(图 7)，其中有不少适应旱生环境的类群。

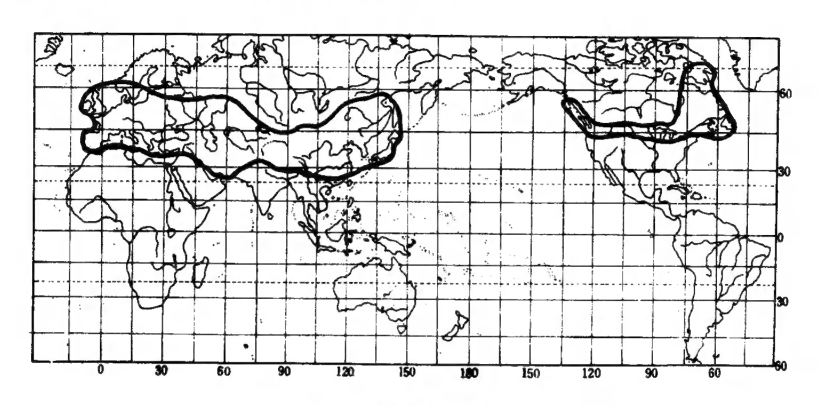


图 7　柳属单雄蕊类的分布

Fig. 7 Modern distribution of the genus *Salix* Group mono-stamen

本类植物在欧亚大陆上的最北界分布于俄罗斯的连-柯勒[2]，最南界在我国云南省的砚山县(23.5 ° N)；北美洲的最北界在加拿大的巴芬岛(68 ° N)[1]，最南界在美国的宾西法尼亚州(40 ° 45 ′ N)[8]，还应该指出的是在欧亚大陆上东经 140 ° 以东至北美大陆上北纬 60 ° 以北, 90 ° W 以西这一范围内没有单雄蕊类的自然分布，有趣的是这种现象竟然与杨属中较进化的类型黑杨组的分布情况大致吻合(图 4, 图 7)。而且同样，单雄蕊类也是柳属中进化水平最高的类群，因此，可以说柳属在起源后也是自东向西传播的，主要是从欧洲通过大西洋北极陆桥迁移到北美洲。由图 7 和表 1 我们还看到单雄蕊类在北美大陆的分布范围很窄，种类也只有 3 种，而亚洲大陆上则有 68 种，也就是说近 90%的种是在亚洲大陆上，毫无疑问亚洲也是单雄蕊类的分布中心。

从对柳属 3 大类群的分析中我们看到，柳属的各类群都以亚洲为分布中心；原始的类群集中在亚洲东部。

综合上述分析杨柳科各属、组(类)的分布可归纳在表 1 中。由表 1 和上面的分析，我们看到，杨柳科 3 属各组（类）都以亚洲为分布中心，而最原始的类群都集中在亚洲东北部；起源以后，自东向西传播。

三、种的分布

1. 在世界的分布 (表 2)

各区种类比较：根据 Takhtajan[36]对世界植物区系划分，杨柳科植物在各植物区的分布见表 3。种

表 2 杨柳科植物在世界各区分布的属，组(类)和种类统计

Table 2 Statistics of the distribution of the Salicaceae species in the world

	分布区	Chosenia	Populus	Salix	总属数	总组数	总种数	特有种数	特有种率
		种数(特有种数)							
泛北极域	1. 环北方区	1	21(4)	212(55)	3	8	234	59	0.25
	2. 东亚区	1	64(25)	305(142)	3	9	370	167	0.45
	3. 大西洋北美区		12(2)	56(2)	2	6	68	4	0.06
	4. 落基山区		9	63(5)	2	6	72	5	0.07
	5. 马卡罗尼亚区		1		1	1	1		
	6. 地中海区		6	49(5)	2	6	55	5	0.09
	7. 撒哈拉-阿拉伯区		1	9(1)	2	4	10	1	0.1
	8. 伊朗土兰区		50(9)	183(27)	2	6	233	36	0.15
	9. 马德雷区		11(2)	47(9)	2	6	58	11	0.19
古热带域	10. 几内亚-刚果区			1	1	1	1		
	11. Uzaba-Zululand			1	1	1	1		
	12. 苏丹赞比亚西区		7	25	2	7	32		
	13. 卡罗纳米布区			1	1	1	1		
	15. 马达加斯加区			1	1	1	1		
	16. 印度区		3	16(1)	2	6	19	1	0.05
	17. 印度支那区		3	42(1)	2	4	45	1	0.02
	18. 马来西亚区			2	1	2	2		
新热带域	23. 加勒比区			4	1	2	4		
	25. 亚马逊区			1	1	1	1		
	巴西区			2	1	1	2		
	安第斯区			2	1	1	2		
	开普区(域)			2(1)	1	1	2	1	0.5
	33. 智得-巴塔平尼亚 (泛南极域)			1	1	1	1		

数在 40 种以上按种多少的排列是：东亚区(370／9／3)①；环北方区(234／8／3)；伊朗土兰区(233／6／2)；落基山区(72／6／2)；大西洋北美区 (68／6／2)；马德雷区(58／6／2)；地中海区(55／6／2)；印度支那区(45／4／2)。以上统计说明东亚区种类远远超过了其它各区，比位于第二位的环北方区多出 136 种，而且拥有杨柳科植物全部 3 个属和 9 组(亚属)居第一位；环北方区和伊朗土兰区仅以一种之差居第二位，不过环北方区有 3 属，8 组(类)，伊朗土兰区只有 2 属 6 组(类)。由表 2 还可以明显地看出杨柳科植物集中分布在泛北极域，不言而喻本科是典型的北温带科。另外，本科植物的生物学特性也说明了这一点，它的绝大多数种类都是先花后叶，并且都在 40—50 天这样短的时间内完成从开花到种子成熟的繁殖过程。也正是适应温带气候的具体表现。

世界各区特有种的比较　杨柳科在世界各区[36]的特有种统计见表 2，各区特有种总数达 291 种占全部种类的 46%，各分区特有种数超过 10 种，由多到少的顺序是：东亚区(167／0.45)② 环北方区(59／0.25)，伊朗土兰区(36／0.15)，马德雷区(11／0.19)。从特有种率来看，东亚区最高达 0.45，这说明东亚区是杨柳科植物现代物种分化最剧烈的地区。

①种数／组(类)数／属数

②特有种数／特有种率

2. 在中国的分布 (表 3)

我国有杨柳科植物中所有的 3 个属，331 种占该科全部种类的 52%，其中特有种 210 种。各属的情况分别是钻天柳属 *Chosenia* (1／1)[③]，杨属 *Populus* (65／89)，柳属 *Salix* (263／560)。根据吴征镒教授[37]对中国植物区系的划分，杨柳科植物在中国各亚区和地区的分布见表 3，各亚区按种数多少的排列是中国-日本森林亚区(219／9／3)[①]；中国-喜马拉雅森林亚区(196／7／2)；青藏高原亚区(143／7／2)；亚洲荒漠亚区(95／7／2)；欧亚草原植物亚区(71／7／2)；马来亚植物亚区(51／4／2)。由此可见，中

表 3 杨柳科植物在中国各亚区分布的属, 组(类)和种类统计

Table 3 Statistics of the distribution of the Salicaceae species in the China

分布区		Chosenia	Populus	Salix	总属数	总组数	总种数	特有种数	特有种率
		种数(特有种数)							
欧亚森林亚区 A	1. 阿尔太地区		13	36	2		49		
	2. 大兴安岭地区	1	14	31	3		46		
	3. 天山地区	0	20	38	2		58		
	全亚区	1	31	69(1)	3	8	101	1	
亚洲荒漠亚区 B	4. 中亚西部地区		13	38	2		51		
	5. 中亚东部地区		27	64	2		91		
	全亚区		27	68(1)	2	7	95	1	0.01
C	6. 蒙古草原地区(欧亚草原植物亚区)		26	45(2)	2	7	71		
青藏高原亚区 D	7. 唐古特地区		20	65	2		85		
	8. 帕米尔昆仑西藏区		19	70	2		89		
	9. 西喜马拉雅地区		2	7	2		9		
	全亚区		32(1)	111(7)	2	7	143	8	0.06
中国-日本森林植物亚区 E	10. 东北地区	1	14	39	3		54		
	11. 华北地区	1	40	110	3		151		
	12. 华东地区		10	37	2		47		
	13. 华中地区		29	118	2		147		
	14. 华南地区		1	10	2		11		
	15. 滇黔桂地区		4	20	2		24		
	全亚区	1	49(5)	169(13)	3	9	219	18	0.08
中国喜马拉雅亚区 F	16. 云南高原地区		11	54	2		65		
	17. 横断山脉地区		35	152	2		187		
	18. 东喜马拉雅地区		12	62	2		74		
	全亚区		37(3)	159(8)	2	7	196	11	0.06
马来西亚植物亚区 G	19. 台湾地区			9(9)	1		9	9	1.00
	20. 南沙地区			3	1		3		
	21. 北部湾地区		1	11	2		12		
	22. 滇缅泰地区		2	14	2		16		
	23. 东喜马拉雅地区			25	1		25		
	全亚区		3	48(10)	2	4	51	10	0.20
全　　国		1	65(43)	266(167)	3	9	331	210	0.67

国-日本森林亚区和中国喜马拉雅亚区在种数、组数和属数上均分别位居第一和第二。各亚区特有种数的排列是：中国-日本森林亚区(18／0.08)[②]；中国-喜马拉雅森林亚区(11／0.06)；马来亚植物亚区

③中国种数／世界种数

(10/0.20)；青藏高原亚区(8/0.06)；欧亚草原亚区(2/0.03)；亚洲荒漠亚区(1/0.01)；欧亚森林亚区(1/0.01)。综合上述分析我们可以看出，中国-日本森林亚区，中国-喜马拉雅亚区和青藏高原亚区这3个亚区集中了中国杨柳科种类的80%以上，特别是中国-日本森林亚区，它拥有本科植物全部3个属和9个组(类)，它所拥有的种类占了全国种类的66%。毫无疑问这一亚区是中国杨柳科植物演化分布最重要的地区。

四、讨论

1. 分布区中心

根据吴征镒教授在1984年《植物区系地理学》授课中所阐述的原则，我们以a.种类分布最多的地区；b.类型(属组)分布最多的地区为分布区中心。按照对本科属，组(亚属)在世界分布的分析和统计(表2)，东亚区无论在种类还是属、组的分布上均居第一位，是第一分布中心，环北方区和伊朗土兰区所拥有的种类都超过了230种，但特有率不高，拥有的类型(属，组)也远不如东亚区，因此，这两个区是杨柳科的次生分布中心。从这两个区的特有种类型组成也可看出，这两个区的次生性质。环北方区59种特有种中，杨属4种全是较进化的青杨组和单雄蕊类群，伊朗土兰区就更明显了，36种特有种中只有一种多雄蕊的柳树，其它均为较进化类群。

2. 起源时间

杨柳科植物叶的化石最早发现于我国吉林省早白垩纪中晚期的Aptian(阿普第期)(柳树叶)[38]，可靠的孢粉化石最早发现于晚白垩纪早期的赛诺曼期[39]，特别是在白垩纪晚期，在我国华北、东北及日本杨属和柳属的孢粉化石均已十分常见[40—50]。这些化石的发现，说明在晚白垩纪杨柳科的两大分枝就已经形成，那么，杨柳科的祖先一定在比这一时期更早的时候就应出现了。

从本科植物的现代分布情况来看，在非洲南部和与其纬度相差无几的南美洲都分布着柳属植物的原始类型，相隔如此遥远的两块陆地却分布着同属植物的同一类，根据单源起源的理论，这相同的类型各自起源于不同的大陆是很难解释的，唯一的解释是它们的祖先生活在这两块大陆分离之前，而澳大利亚没有杨柳科植物的自然分布，则说明，杨柳科的祖先应该是生活在澳大利亚板块与非洲，南美洲的陆路交流结束之后。根据地史资料，在侏罗纪早期(1.8亿年前)非洲与南美洲就开始分离，到白垩纪结束的时候非洲和南美洲两块陆地已经相距800 km[51]。从杨柳科植物的繁殖特性来说，它的种子很小(千粒重不足0.2 g)，风播，生命力只能保持几天，在几天的时间里要随风飞跃800 km，并保持生命力，是不大可能的事了。而澳大利亚与南美和非洲的陆路交流结束于1亿年前(早白垩纪)[51]。还应提到的是，从前面对杨柳科现代分布情况的讨论中，我们得出杨柳科起源后是向西传播的，经大西洋北极陆桥到达北美洲；而不是经白令陆桥。这种现象说明，杨柳科起源并开始传播的时候，北美大陆还与欧亚大陆连在一起，或者至少经大西洋北极陆桥互相交流；而北美大陆的西边与亚洲大陆的东边没有联系，无法交流。根据地史资料，晚白垩纪时西伯利亚东北部和北美西部在白令地区就已接触[52]，那么，杨柳科起源并大范围传播的时间一定在晚白垩纪以前。

综上所述，杨柳科虫媒、风媒两大分支的形成并大范围传播的时间不晚于早白垩纪晚期；那么，这两大分支形成前的先锋类群很可能在早白垩纪以前就已经出现。

3. 起源地

关于杨柳科的起源地，前人已有文章对此做过论述[53]。本文将根据地史资料、化石资料以及外类群和现代地理分布情况，对这个问题做进一步的探讨。

从前面的分析中，我们看到，东亚地区是杨柳科现代物种分化最剧烈的地区，即演化中心；是现代杨柳科的分布中心。那么，东亚地区是不是起源地？如果是，又起源在东亚的哪个地区呢？从现代地理分

布来看：东亚区拥有的种数最多，370 种占全部种类的 59%，拥有杨柳科全部 3 个属 9 个组(类)。而在东亚区中，又以中国种类最多，仅特有种就 210 种。特别是中国-日本森林亚区拥有了世界杨柳科植物 1/3 的种类和本科植物的全部 3 个属 9 个组(类)。最有可能是杨柳科植物最初起源地。而中国喜马拉雅森林亚区，虽然也拥有了将近 200 种杨柳科植物，但它拥有的类型不如中国-日本森林亚区多，特别是原始类型很少；说明这个地区只是一个次生发育中心。

从化石资料来看：最早的可靠杨柳科植物化石出现在白垩纪的赛诺曼期[39]。在晚白垩纪地层中，杨属的叶与柳属的叶及花粉化石已经是较为常见的了。这些化石都出现在我国黑龙江、吉林、江苏、抚顺、及松辽盆地及日本[41—50]，也就是中国-日本森林亚区。在北美、欧洲地层中可靠的化石花粉都在第三纪中新世以后才出现[54,55]。

根据古地理资料：晚侏罗纪至古新世，我国东部渤海，黄海都没有形成东南部陆地面积较现在宽，现在的黄海和东海的大陆架以及日本当时都是陆地，其间并无海洋阻隔[56]，印度板块还未与亚洲板块碰撞，青藏高原还没有隆起，大陆比较平坦。

根据古气候资料：侏罗纪晚期—古新世，我国东北和日本一带一直处于潮湿的亚热带或暖温带气候带上[44,57,58]，在这样漫长的一段时间内，气候、陆地保持了相对稳定，这就使这一地区成为形成稳定新生物群的摇篮。特别是杨柳科这一适应温带湿润环境的植物群就极有可能形成在这一地区，而中国的华东、华南、西南一带这一时期处于炎热干旱气候带上，不利于喜温暖湿潮湿环境的杨柳科植物生存。更加值得注意的是，我国东北地区和日本虽然种数不多，但却拥有了几乎本科植物的全部组(类)，包括两个最原始的类群钻天柳属和柳属中的大白柳组；虽然由于第三纪中新世时日本海、东海、黄海的形成，陆地联系被隔断，但气候一直没有太大的变化；第四纪广泛分布的冰川也没有覆盖这一地区[56]。从而使这里的杨柳科植物原始类群得以幸存；而且正是因为环境变化不大，这里才没有分化出更多的种类。

根据最近的研究资料，人们根据花的结构认为杨柳科与堇菜目有一定的亲缘关系；又进一步根据植物体内所含的共有的化学物质 (salicin) 和共同为锈菌 (*Melampsora*)的寄主等事实，认定杨柳科的外类群很可能是大风子科(Flacourtiaceae)中的山桐子属(*Idesia*)[59,60]；从山桐子属的现代分布来看，它分布于我国的华中至日本；如果它们有共同的祖先，这就从另一个侧面证明，杨柳科的起源地与日本一带有关。

因此，从古地理资料、古气候资料、化石资料以及外类群和现代杨柳科植物的分布，4 个方面综合分析，我们认为，杨柳科植物起源地应该在曾经是一块陆地的东亚区东北部即我国东北地区及日本和朝鲜一带。

4. 散布的途径

从对本科植物起源时间的分析，我们可以知道杨柳科植物起源后在晚白垩纪早期就已经散布到了非洲的南端和南美，而在这之前，北美板块与欧亚板块、非洲、南美、欧洲都是连在一起的[51]，杨柳科植物风播种子的特性使得它们的后代能够在风力的帮助下飘到适宜生长的环境中生存下来，在陆地连续的情况下，这种散布的途径是较为迅速的，从古气候的资料我们还知道，在早白垩纪时期，赤道附近为一狭窄的赤道潮湿带，两侧分别为北干旱带和南干旱带，更高纬度地区又分别为北潮湿带和南潮湿带[61]，当时，南美和非洲南部正处于南潮湿带上，由北方起源不久的柳属植物，完全可能跳跃式的[47]向南传播到了南美和非洲这块连合的古陆地上，与此同时这些古老的杨柳科植物向西扩展到了欧洲，继续向西扩展到了北美、北半球西向的扩展由于遇到了干旱带演化出了适应干旱环境的类群，如杨属中保留了很多原始特征的胡杨组，柳属中单雄蕊群中乌柳组、筐柳组等等。中新世时，印度板块与亚洲板块碰撞，喜马拉雅高原隆起，当时该地区一般的海拔高度在 2000 m 左右而且较湿润的环境[62]，使得杨柳科植物在这里得到了很大的发展，随着海拔的逐渐升高，也同时演化出适应高海拔的各种类群。

5. 现代分布格局的形成及其原因

(1) 大陆板块的漂移，海陆的变迁　大陆板块的漂移是杨柳科特别是柳属植物在南美、非洲南部及欧亚大陆间断分布的主要原因，由于大陆漂移造成的这些空间上的隔断，又使这些古老的类群各自演化出所在陆块的特殊类群。日本、中国台湾和大陆的间断则是由于陆地之间下陷，中断联系造成的。

(2) 气候的变化　在杨柳科起源初期的白垩纪至第三纪的始新世，北半球普遍温暖，气候变化不大，杨柳科得以迅速的传播；特别是非洲南部和南美至今气候一直无太大的变化；那里的杨柳科植物也就一直保存至今而没有演化出新的类群；到了渐新世气候恶化，植物开始南移，特别是第四纪冰川的影响，消灭了欧洲和北美的许多原始类群并演化出了现代的这些新的类群，形成了各洲的特有种。我国东部和日本保存了最多的原始类群，则正是第四纪冰川没有覆盖这两个地区的结果[56]。

(3) 植物的适应　杨柳科植物在传播过程中遇到的恶劣气候和环境迫使它不断的演化出能够适应环境的新类群；从而使自己得到发展。杨属中的胡杨组及柳属中垫柳组等就是分别适应干旱和高山环境，并在这些特殊的环境中间断分布的例子。

致谢　本文承蒙吴征镒教授，路安民教授审阅提出极重要的修改意见；我的老师方振富先生,对本文的写作给予了极大的帮助;在本文写作初期,作者的工作单位是中国科学院沈阳应用生态研究所,全部工作得到了该所的大力支持;在本文写作过程中,承蒙北京植物所标本馆,昆明植物所标本馆,华南植物所标本馆,西北植物所标本馆及国内其它34个标本馆,给予了看标本的方便。周浙昆博士在古植物方面给予了很大帮助；陶君容先生提供了部分古植物资料；特此致谢。

参 考 文 献

〔1〕Scoggan H J. The Flora of Canada 3. Ottawa: National Museum of Canada. 1978,548.

〔2〕Komarov V L , Nazarov M I. Flora of the U. S. S. R. 5.Jerusalem: Israel Program for Scientific Translations. 1970, 19—192.

〔3〕Martius K F P. Flora Brasiliensis Martius Monachii Gulielmus Eichler. in comm. 1840—1906, 4(1): 227

〔4〕Adamson R S *et al*. Flora of the Cape Peninsula, Cape town & Johannesburg, Juta & Co., Ltd. 1950. 310

〔5〕王战，方振富. 中国植物志 20(2). 北京: 科学出版社, 1984.

〔6〕Ohwi J (大井次三郎). Flora of Japan (日本植物志, 显花篇). 东京都: 至文堂, 1978. 462.

〔7〕Nakai T. Flora Sylvatica Koreana (朝鲜森林植物编). Japan: The forest Experiment Station, Government General of Chosen. 1930, **18**: 53.

〔8〕Sargent C S. Silva of North America. 1896, 9:95–. N. Y.

〔9〕Rechinger K Li. Flora Europaea 1. Cambridge: The Cambridge University Press, 1964. 43.

〔10〕Butcher R W. A New Illustrated British Flora Part I. London: Leonard Hill [Books] Limited, 1961. 966.

〔11〕Grierson A J C *et al*. Flora of Bhutan. Edinburgh: Royal Botanic Garden. 1983.

〔12〕Malla S B *et al*. Caltalogue of Nepalese Vascular Plants. Kathmandu: Department of Medical Plants, 1976.

〔13〕Kitamura S. Flora of Afghanistan, Kyoto: Kyoto University, 1960.

〔14〕Abrams L. Illustrated Flora of the Pacific States 1. Stanford, California: Stanford University Press, 1961. 486—507.

〔15〕Britton N L, Brown H A. An Illustrated flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions 2nd ed. Rev. & Enlarged. 1913.

〔16〕Hitchcock C L, Cronquist A. Flora of the Pacific Northwest an Illustrated Manul. Washington: University of

Washington Press, 1981.
〔17〕 Ozenda P. Flora du Sahara 2nd ed. Paris: Centre National de la Recherch Scientifique. 1977.
〔18〕 Hooker J D *et al*. The Flora of British India 5. Kent: The Oast House. 1885. 626.
〔19〕 朱宗元. 内蒙古中部草原区发现天然胡杨林. 植物生态学与地植物学丛刊, 1981, **5**(3): 237.
〔20〕 Wien A N, Skv. A K. Flora Iranica 65. Graz- Austria: Akademische Druck-u. Verlagsanstalt. 1969. 1—45.
〔21〕 Davis P H. Flora of Turkey and the East Aegean Islands 7. Edinburgh: Edinburgh University Press, 1982. 694.
〔22〕 George R *et al*. Flora of Syla, Palestine and Sinai, Beirut: Syrian Protestant College, 1980.
〔23〕 Meikle R D. Flora of Iraq, Baghdad, Iraq: Ministry of Agriculture and Agrarian Reform, 1980.
〔24〕 Levyns M R. A Guide to the Flora of the Cape Peninsula, Cape Town: JUTA & Company, Limited, 1966. 310.
〔25〕 木村有香. 杨柳科ノ一新属Toisusu 及ヒリノ分类学上ノ位置. 植物及动物, 1928, **4**(1).
〔26〕 Bacher C A *et al*. Flora of Java 2. Groningen-The Netherlands, Noordhoff. 1965. 1.
〔27〕 Temsmitinand, Kailarsen. Flora of Thailand. Bangkok: Asrct Press, 1987, **5**(1): 121—123.
〔28〕 Tochholm Vivi. Student's Flora of Egypt. Cairo: Anglo-Egyptian Bookshop. 1956. 452.
〔29〕 Broun A F, Massey R E. Flora of the Sudan. London: The controller, Sudan Goverment Office, Wellington, House. Buchingham Gate. 1929.
〔30〕 Hutchinson J *et al*. Flora of West Tropical Africa 1. London: Crown Agents for Oversea Goverments and Administrations Millbank. 1954.
〔31〕 D'Arcy W G. Flora of Panama, Checklist and Index part 2. Index, 1987.
〔32〕 李惠林. 台湾植物志2卷1分册. 台北: 现代关系出版社, 1976. 32.
〔33〕 Malla S B *et al*. Flora of Langtang and CrossSection Vegetation Survey, Kathmandu: Department of Medical Plants, 1976.
〔34〕 Nair N C. Plants of the Punjab Plant. Howrah: Botanic Survey, 1978.
〔35〕 Sharma B M *et al*. Flora of Jammu and Plants of Neighbourhood. Dehra Dun: Bishen Singh,Mahendra Pal Singh, 1981. 1.
〔36〕 Takhtajan A. Floristic Regions of the World. California: University of California Press, 1986.
〔37〕 吴征镒. 论中国植物区系的分区问题. 云南植物研究, 1979, **1**(1):1—22.
〔38〕 陶君容, 张川波. 吉林省延吉盆地早白垩世被子植物化石. 植物学报, 1990, **32**(3): 220—229.
〔39〕 宋之琛等. 江苏地区白垩纪-第三纪孢粉组合. 北京: 地质出版社, 1981. 106.
〔40〕 李浩敏, 邵家骥, 黄姜侬. 江苏地区白垩纪-第三纪孢粉组合. 古生物学报, 1987, **26**(5): 563—575.
〔41〕 张一勇, 詹家祯. 新疆塔里木盆地西部晚白垩世至早第三纪孢粉. 北京:科学出版社, 1991.
〔42〕 宋之琛, 李曼英, 钟林. 广东三水盆地白垩纪-早第三纪孢粉组. 北京: 科学出版社, 1986. 75.
〔43〕 郭双兴. 我国及北半球白垩纪植物群面貌和演变. 见: 古植物学与孢粉学文集, No. 1. 北京: 科学出版社, 1986. 31—45.
〔44〕 郭双兴. 我国晚白垩世和第三纪植物地理区与生态环境的探讨. 见 :中国古生物地理区系. 北京: 科学出版社, 1983. 164—177.
〔45〕 石油化学工业部, 南京地质古生物所. 渤海沿岸地区早第三纪孢粉. 北京: 科学出版社, 1978. 102.
〔46〕 大庆油田开发研究院. 松辽盆地晚白垩世孢粉组合. 北京: 科学出版社, 1976. 54.
〔47〕 远藤隆次. 植物化石图谱. 日本: 朝仓书店, 1966. 249.
〔48〕 鹿间时夫. 日本化石图谱. 日本: 矿物趣味の会出版部, 1943. 230, 图版35:13.
〔49〕 鹿间时夫. 日本化石图谱. 日本: 朝仓书店, 1964.
〔50〕 陶君容, 熊宪政. 黑龙江晚白垩世植物区系及东亚、北美区系的关系. 植物分类学报, 1986, **24**(1):1—15.

〔51〕Raven P H, Axelrod D I. Angiosperm Bioogeography and Past Continental Mooovements. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1974, **61**(3): 539—673.

〔52〕王荷生. 植物区系地理. 北京: 科学出版社, 1992.

〔53〕方振富. 论世界柳属植物的分布和起源. 植物分类学报, 1987, **25**(4): 307—313.

〔54〕Muller J. Fossil Pollen Records of Extant Angiosperms. *The Botanica Review*, 1981, **47**(1):1—142.

〔55〕Lamotte R S. Catalogue of Cenozoic Plants of North America Through 1950. *The Geological Society of America Memoir*, 1952, **51**: 268—276, 312—318.

〔56〕王鸿祯, 刘本培. 地史学教程. 北京: 地质出版社, 1980.

〔57〕孙湘君. 中国晚白垩世--古新世孢粉区系的研究. 植物分类学报, 1979, **17**(3): 8—21.

〔58〕黎文本. 中国早白垩世孢粉植物群及其地理分区. 见: 中国古生物地理区系. 北京: 科学出版社, 1983. 142—151.

〔59〕Cronquist A. An Integrated System of Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press, 1981.

〔60〕Meeuse A D J. Taxonomic Relationships of Salicaceae and Flacourtiaceae. *Acta Bot Neerl*, 1975, **24**:437—457.

〔61〕Parrish J T. Global Palaeogeography and Palaeoclimate of the Late Cretaceous and Early Tertiary, in: Friis E N, Chaloner W G, Crane P R eds. The Origins of Angiosperms and Their Biological Consequences. Cambridge: Cambridge University Press, 1987. 51—73.

〔62〕郭双兴, 陈吉林. 喜马拉雅山区新生代植物群与聚煤环境. 古生物学报, 1989, **28**(4): 512—521.